

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Basel
Vorstand: Prof. Dr. E. Ludwig

Über Markgehalt und Segmentierung der Nervenfasern

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Medizinischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

Josef Voegtli
Hochwald (Solothurn)



Basel 1954

Verlag von S. Karger in Basel

Von der Medizinischen Fakultät genehmigt auf Antrag von
Prof. E. Ludwig.

Tag der Promotion: 5. Juli 1952.



Aus dem anatomischen Institut der Universität Basel

Vorstand: Prof. Dr. E. Ludwig

ÜBER MARKGEHALT UND SEGMENTIERUNG DER NERVENFASERN

Von JOSEF VOEGTLI

Drei morphologische Merkmale der Nervenfasern, nämlich das Vorhandensein oder Fehlen der Markscheide, die Dicke und die Segmentierung werden seit einigen Jahrzehnten zur Leitungsgeschwindigkeit und zur spezifischen Funktion in Beziehung gebracht. Gerade im Hinblick auf diese Aspekte schienen uns indessen die quantitativen Verhältnisse der genannten Eigenschaften noch nicht genügend bekannt zu sein, obgleich sie schon Forscher des 19. Jahrhunderts beschäftigt haben. Es ist daher angezeigt, die primitive Morphologie der Nervenfasern immer wieder zu untersuchen. Mit Rücksicht auf alle drei Merkmale wählten wir als Objekt den Sympathicus. Er galt ja immer als reicher Fundort markloser Fasern. Bei ihm stellt sich daher die Frage der Segmentierung in besonderer, auch für uns nicht abgeklärter Weise.

Material und Methodik.

Unser Material stammt von drei erwachsenen Hunden, deren Sektion keinen pathologischen Befund ergab. Nach Tötung der Tiere mit Leuchtgas entnahmen wir die Wirbelsäulen samt den Rippen bis zu den Anguli unter Schonung der Pleura parietalis und des retroperitonäalen Bindegewebes. Diese Präparate fixierten wir durch Aufhängen in einer reichlichen Menge 5%iger wässriger Formollösung während 14 Tagen.

Sodann isolierten wir vom Grenzstrang die Verbindungen zwischen den 6. und 7. Brustganglien, beim dritten Hunde auch den nächstfolgenden R. intergangliaris. Diese Stücke empfehlen sich durch ihre beträchtliche Länge sowie durch das Fehlen stärkerer Äste und Verbindungen zur Gegenseite. Weiterhin entnahmen wir den Segmenten Th2 bis Th6 beide Rr. communicantes, von denen der eine stärker, der andere schwächer war. Endlich verarbeiteten wir von den Nn. splanchnici, die von Th9 bis Th11 entspringen, je ein 1 cm langes Stück aus der ersten Strecke des einheitlichen Stammes. Zur Einübung der Färbung und der Imprägnation und zum

Nachweis markloser Fasern, aber nicht zu systematischen Messungen, zogen wir die Nn. intercostales VI und VII beider Seiten des dritten Hundes heran. Von allen verarbeiteten Nerven wurde nach der Fixierung ein Teil 8 Tage lang mit *Müllerscher* Flüssigkeit behandelt, um die Markscheiden unlöslich zu machen.

Das Material der beiden ersten Hunde und ein Teil des dritten diente zur Herstellung von Isolationspräparaten. Zu diesem Zweck befreiten wir auf dem Objektträger 2 bis 3 mm lange Stücke in Wasser mit Nadeln vom Perineurium und spalteten sie dann in 20 bis 30 Bündel. Das war selbst bei den Rr. communicantes möglich, beim dünneren freilich nicht leicht. Diese Bündel übertrugen wir in Glycerin (Pharm. Helv. V) und zerzupften sie unter der binokularen Lupe in dem Bestreben, möglichst viele Fasern zu isolieren. In destilliertem Wasser und in physiologischer Kochsalzlösung wollte das nicht gelingen; die Fasern klebten an den Nadeln und wurden beschädigt.

Die isolierten Fasern untersuchten wir entweder ungefärbt nur im polarisierten Licht (Hund I) oder ungefärbt und gefärbt in beiden Lichtarten (Hund II). Die Nerven des dritten Hundes dienten zum Nachweis markloser Fasern; sie wurden teils gefärbt, teils ungefärbt in beiden Lichtarten untersucht.

Die zur Betrachtung im gewöhnlichen und im polarisierten Licht benützte Optik bestand aus Zeiß Achromat 45 und Okular 7, bot also 315fache Vergrößerung. Die Teilung des Okularmikrometers entsprach $3\ \mu$. Am Polarisationsmikroskop von Leitz verwendeten wir ausschließlich den Polarisator und den Analysator (Kalkspath). Das Plättchen «Gips Rot I» schien uns den Nachteil zu haben, daß gerade bei den Elementen, die bei Anwendung unserer Optik eben noch Markscheiden erkennen lassen, die Ränder und damit die Grenzen gegen das Interstitium verwischt werden.

Mit unserer Ausrüstung glauben wir nicht nur die myelotropen, sondern auch die metatropen Fasern *Goethlins* [1913] als markhaltig zu erfassen, da wir in Glycerin untersuchten. Die myelotropen Elemente besitzen ja klassische, negativ-einachsige doppelbrechende Markscheiden, die metatropen dagegen weisen positiv-einachsige Doppelbrechung auf, was nach *Bear* und *Schmitt* [1937] auf der positiven Formdoppelbrechung der Eiweißkomponente beruht. Diese positive Doppelbrechung wird aber nach *Colucci* [1930], der wie wir am Grenzstrange des Hundes arbeitete, in Glycerin aufgehoben, so daß der Effekt der negativen Lipoidkomponente allein hervortritt.

Zur Färbung der Markscheiden übertrugen wir nach unbefriedigenden Versuchen mit Sudan III, Fettrot *Hollborn* und Nilblausulfat die isolierten Fasern aus dem Glycerin für 2 Stunden in nach der ersten gewechseltes destilliertes Wasser und anschließend für 6 Stunden in eine Lösung von 0,1 g Sudanschwarz B in 100 cm³ 70 %igen Alkohols. Nach dieser Färbung wurde während 15 Minuten in nach 10 Minuten gewechseltem Alkohol von 70 % gewaschen. Der Einschluß erfolgte in Glyceringelatine.

Das Ergebnis waren bei gewöhnlicher Beleuchtung blau gefärbte Markscheiden mit deutlich hervortretenden Schnürringen und farblose Achsenzyylinder. Sowohl nach Formol als auch nach Formol-*Müller* behalten die Myelinmäntel ihre Doppelbrechung bei. Sie leuchten im polarisierten Licht gelb bis rötlich auf, während die Achsenzyylinder dunkel erscheinen. Formolfixierte Präparate verblassen nach drei bis vier Wochen vollständig; Nachbehandlung mit *Müllerscher* Lösung verlängert die Dauerhaftigkeit beträchtlich.

Von dem mit Müller vorbehandelten Materiale des dritten Hundes wurden Bestandteile der einen Seite in Gelatine eingebettet, und nach 24stündiger Härtung der Blöcke in Formol stellten wir 15 μ dicke Gefrierschnitte her. Diese wurden mit Sudanschwarz B gefärbt, wozu ein Aufenthalt von 15 Minuten im Farbbade genügte. Die Faserquerschnitte weisen im polarisierten Licht gefärbt wie ungefärbt ein Lichtkreuz auf, das um 45° gegen die Polarisator- und die Analysatorebene gedreht ist. Nach unseren Erfahrungen sind polarisiertes Licht in der von uns gewählten Anwendung und Sudanschwarz B einander gleichwertig. Wo das eine kein positives Resultat mehr ergibt, versagt auch das andere und umgekehrt.

Die Bestandteile des anderen Antimers imprägnierten wir nach Bielschowsky (Romeis No. 1790). Markscheiden sind in solchen Präparaten mit genügender Sicherheit weder nachzuweisen noch auszuschließen. Stößt man indessen im Silberpräparat auf nur einigermaßen ansehnliche Bündel versilberter Fasern an Stellen, wo im andern Antimer weder Fettfärbung noch polarisiertes Licht Markscheiden offenbart, so sind gerade diese Neuriten als in dem von uns verwendeten Sinne marklos anzusprechen. Wir halten dieses Verfahren für ebenso zuverlässig wie dasjenige von Adams, Thomas und Davenport [1948], bei dem an Schnitten aus demselben Strange teils die Axone durch Silber, teils die Markscheiden durch Osmium hervorgehoben werden.

1. Über die Existenz markloser Fasern.

Die eben beschriebene Methode, markhaltige und marklose Fasern zu unterscheiden, bedarf einer gewissen Rechtfertigung.

Den alten Autoren war für diese Unterscheidung maßgebend die graue oder weiße Farbe, die Konturierung, namentlich aber das Vorhandensein oder Fehlen einer doppelbrechenden Hülle der Neuriten und der positive oder negative Ausfall der Markscheidenfärbung. An solchen Kriterien halten bis in unsere Tage fest Häggqvist [1942], Feyrter [1942], Alsterberg [1948], Bejdl [1950], Botar [1950], Tomasch und Schwarzacher [1952] u. a.

In neuerer Zeit hat sich aber die Grenze zwischen markhaltig und marklos scheinbar verwischt, so daß vielfach nur noch von markarm und markreich die Rede ist, z. B. bei Rosenstein [1935] und bei Bargmann [1948]. Das geschieht auf Grund nicht nur verfeinerter polarisationsoptischer Methoden (Gæthlin [1913], Schmidt [1941] u. a.), sondern auch auf Grund der Röntgenspektrographie (Schmitt und Mitarbeiter [1941], daselbst weitere Literatur) und des Elektronenmikroskops (Fernandez-Morén [1952]). Dem Nervenmark mindestens nahe stehende Substanzen wurden nicht nur als äußerst dünne, aber immerhin noch einigermaßen klassische Markscheiden, sondern auch als Bestandteile von Achsenzylindern und Schwannschen Scheiden nachgewiesen, freilich in minimen, nur mit den genannten Methoden erfaßbaren Mengen.

Dem gegenüber halten Diamare und de Mennato [1931], die wie Colucci [1930] am Grenzstrange des Hundes arbeiteten, die Unterscheidung sogar myelotroper und metatroper Fasern für künstlich, da auch die metatropen etwas myelotrop sind, was auf Mengenverschiedenheiten in dem die Markscheiden aufbauenden Gemisch beruhen dürfte. Wesentlich ist für diese Autoren offenbar weiterhin, daß markreiche und markarme Fasern kontinuierlich ineinander übergehen. Arpino [1934] äußert sich ähnlich.

Den empfindlichsten Lipoidmethoden gegenüber darf wohl betont werden, daß doppelbrechende Substanzen ja sehr verbreitet sind (Mitochondrien), und daß daher ihr Auftreten in Spuren kein spezifisches Merkmal eines histologischen Objektes sein kann. Der Begriff der Markscheide sollte daher u.E. auf als solche erkennbare Schichten zwischen dem Axon und der Schwannschen Scheide beschränkt werden. Wo eine solche Schicht fehlt, ist die Bezeichnung marklos am Platze.

Wir glauben mit dieser Ansicht nicht allein zu stehen. Stöhr jun. [1951] z. B. spricht auch von Marklosigkeit, wo kein Mark färbbar ist, und er gibt lediglich die Möglichkeit zu, daß mit dem Polarisationsmikroskop auch an solchen Elementen markartige Substanzen nachweisbar sein können. Bejdl [1952] weist darauf hin, daß chemische Bausteine der Markscheide zwar wie in vielen Zellen auch im Achsenzylinder vorkommen, aber in anderen gegenseitigen Beziehungen, so daß von Nervenmark im Axon keine Rede sein dürfe. Auch er vertritt die Ansicht, daß mit Osmiumtetroxyd, im polarisierten Licht und mit anderen Methoden selbst die dünnsten wirklichen Markscheiden festzustellen sind, die zwischen den Schwannschen Zellen und dem Neuriten liegen. Wenn wir also unsererseits eine Faser marklos nennen, die mit unserer Technik keine doppelbrechende Hülle erkennen läßt, so glauben wir uns an ein objektives Kriterium zu halten.

Eigene Beobachtungen.

Im *Nervus intercostalis* wird das Bild von über 10μ dicken Fasern beherrscht. Dünnere Markscheiden kommen nur in geringer Zahl vor, wohl aber einige Marklose und zwar einzeln oder in kleinen Bündeln über den ganzen Querschnitt zerstreut. Damit ist die klassische Beschreibung bestätigt.

Der ovale Querschnitt des *Grenzstranges* ist größtenteils aus Bündeln markhaltiger Fasern zusammengesetzt, von denen nur wenige einen Durchmesser von 10μ erreichen. Marklose Fasern sind im größten Teil des Querschnittes selten. In einem etwa sichelförmigen Gebiete aber, das mit seiner konvexen Fläche dem Perineurium anliegt, finden sich nur vereinzelte, zerstreut angeordnete Elemente mit Markscheiden. Die Hauptmasse der Sichel besteht aus Axonen, die sich zwar mit Silber schwärzen, um welche aber weder mit Sudan-schwarz B noch im polarisierten Licht Myelin nachweisbar ist. Der Grenzstrang enthält also auch nach unseren Feststellungen marklose Fasern und zwar in ungleich größerer Anzahl als der N. intercostalis. Nach Messungen, die wir vorgenommen haben, sind ihre Neuriten teils dünner als die der Markhaltigen, teils dicker. Ihre Durchmesser liegen zwischen $1,5$ und $2,6\mu$, vereinzelt sogar bei 3μ . Auch das stimmt zu Angaben anderer Autoren, z. B. Ranson. Unser Befund widerspricht dagegen der Angabe von Duncan [1934], laut welcher jedes über 1 bis 2μ dicke Axon eine Markscheide besitzt, dünnere aber keine.

Die beiden *R. communicantes* weisen selbst mit der Lupe betrachtet weder im frischen, noch im fixierten Zustande einen Farbunterschied auf. Mikroskopisch untersucht enthält aber der stärkere Strang mehrheitlich markhaltige, der schwächere mehrheitlich marklose Fasern. Wir können also mit großer Wahrscheinlichkeit den dickeren Verbindungsast als den im wesentlichen weißen, den dünneren als den vorwiegend grauen bezeichnen.

Der *dickere R. communicans* zerfällt auf dem Querschnitt in zwei Felder. Das größere enthält neben wenigen marklosen Elementen lauter markhaltige, im kleineren ist das Gegenteil der Fall. Trotz seines geringen Umfanges ist aber gerade dieses Feld ungemein faserreich. Messungen ergeben dasselbe wie für den Grenzstrang.

Im *dünneren R. communicans* sind Markscheiden viel seltener als in allen andern von uns untersuchten Objekten. Seine Hauptmasse besteht aus marklosen Elementen, und sein Querschnittsbild entspricht dem sichelförmigen Felde des Grenzstranges.

Der *N. splanchnicus* wurde zum Nachweis von marklosen Fasern nicht auch noch herangezogen, da es uns ja nur darum zu tun ist, ob es überhaupt solche gibt oder nicht.

2. Die Dicke der markhaltigen Fasern.

Literatur.

Für alles, was die Faserdicke und die wie immer beschaffene Interpretation derselben betrifft, verweisen wir in erster Linie auf Arbeiten der Schule von Häggqvist (*Häggqvist* [1942], *Swensson* [1938], *Rexed* und *Swensson* [1941], *Rexed* [1944] u. a.), ferner auf *Hjiang* [1950, 1952], endlich auf die neueste Publikation von *Tomasch* und *Schwarzacher* [1952]. In allen diesen Schriften ist ausgiebig die Rede von menschlichem, aber auch von tierischem Material.

Die statistischen Untersuchungen der genannten Autoren stellen namentlich für die beiden Wurzeln der Spinalnerven, aber auch für gewisse periphere mit Einschluß von Gehirnnerven fest, daß die Frequenzen der Faserdicken je einen Gipfel im Bereiche von dünnen und einen zweiten im Bereiche von dicken Fasern aufweisen. An einem und demselben Nerv konnten *Tomasch* und *Schwarzacher* [1952] feststellen, daß die Faserdicke peripherwärts geringer wird. Für uns ist wichtig, daß sie eine zweigipflige Kurve des *N. splanchnicus* vorlegen, in welcher der Gipfel im Gebiete der dünnen Fasern 11,9 mal höher ist als der im Gebiete der dicken. Über die mehrfach

demonstrierte Zweigipfligkeit hinaus zeigte *Hijang* [1950], daß beide Erhebungen seiner Kurve in hohem Maße binominaler, also dem Zufall anheimgestellter Verteilung der Faserdicke entsprechen.

Andererseits teilte in neuester Zeit *Filogamo* [1951, 1952] auf Grund reichlicher Messungen mit, daß die Dicke der Fasern mit ihrer Länge zunimmt. Er tritt für strenge Korrelationen unter den Neurenteilen ein: das Zellvolumen ist in den sensiblen Neuren der Spinalnerven sowohl der Faserlänge als auch der Faserdicke proportional. Mehr vermutungsweise sind ähnliche Ansichten schon vor längerer Zeit geäußert worden (Literatur u. a. bei *Szent Agothay-Schimert* [1941]). Uns wollen sie nicht recht einleuchten und zwar deshalb nicht, weil in den Nn. trochlearis und abducens, deren Fasern ja alle so gut wie gleich lang sind, die Faserkaliber recht verschieden sind (*Swensson* [1949]).

Der gegenwärtige Stand der morphologischen Forschung ist also der Anschauung nicht günstig, daß verschiedenen physiologischen Faserqualitäten entsprechende Faserdicken zugeordnet seien. Größer scheint uns nach den Untersuchungen *Hjiangs* [1950, 1952] die Wahrscheinlichkeit, daß die Faserdicke selbst innerhalb beträchtlicher Schwankungen für die physiologische Zuordnung nichts zu bedeuten hat. Im Biologischen schwankt ja fast alles um Mittelwerte, wobei die Streuung nach links und nach rechts bald größer, bald kleiner sein kann. Wir neigen daher der Anschauung zu, daß eingipflige Kurven für die Existenz nur einer Faserkategorie sprechen – ausschließlich bezüglich der Faserdicke –, zweigipflige Kurven, sofern die Gipfel signifikant sind, für zwei Kategorien usw. Dabei bleibt natürlich die Möglichkeit offen, daß auf Grund anderer Merkmale oder von Merkmalskombinationen andere Kategorien manifest werden können.

Nicht nur morphologisch, sondern auch für die Physiologie interessant scheinen uns die Angaben von *Taylor* [1941] zu sein. Nach diesem Autor liegen nämlich, auf breiter vergleichender Grundlage betrachtet, die Faserdicken ungemein weit auseinander. Der pelagische Tintenfisch *Loligo* besitzt Fasern bis zu 650μ Durchmesser, der Regenwurm bis zu 100μ , Garnelen bis 50μ . Im N. ischiadicus des Frosches beträgt nach *Taylor* die mittlere Faserdicke 10μ , im N. saphenus der Katze 5μ . Solche Befunde mahnen zu großer Vorsicht, die Faserdicke mit bestimmten Funktionen in Verbindung zu bringen. Insbesondere legen sie den Gedanken nahe, dieses Maß besitze von Species zu Species eine andere Bedeutung.

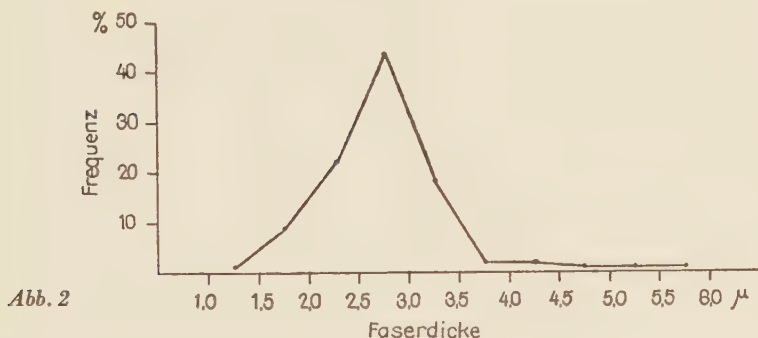
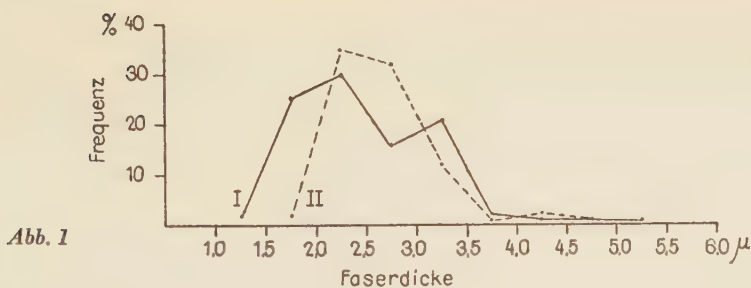
Auf eine weitere Schwierigkeit sei noch hingewiesen. Messungen, insbesondere die statistisch verarbeiteten, beziehen sich fast ausnahmslos auf die Gesamtdicke der Nervenfasern. Sie berücksichtigen die Tatsache nicht, daß der Neurit und die Markscheide zwei verschiedene Bestandteile sind, ein obligater und ein fakultativer. Ihre Masse variieren unabhängig voneinander, indem marklose Fasern dicker sein können als markhaltige.

Eigene Untersuchungen.

Zur Orientierung über die vorkommenden Faserdicken und ihre Frequenzen wurden von den Grenzsträngen der Hunde I und II sowie vom R. communicans albus und vom N. splanchnicus des ersten Hundes je 300 isolierte markhaltige Fasern gemessen. Von allen vier Objekten wurden Frequenztabellen und Kurven erstellt. Angesichts der dünnen Stränge, um die es sich handelt, dürften die 300 Messungen genügen, um bindende Schlüsse zuzulassen. Die Querschnitte benützten wir nur zur Prüfung, ob die Stränge keine erhebliche Zahl von Fasern aufweisen, die dünner oder dicker sind als in den Zupfpräparaten. Dabei ergab sich, daß unter den isolierten Fasern keines Objektes Durchmesser von über 10μ gefunden wurden. Auf Querschnitten des Grenzstranges und der Rr. communicantes des dritten Hundes dagegen trafen wir ausnahmsweise dickere an, nie aber mehr als 20 oder 30, also höchstens 10% der isoliert gemessenen Fasern. Mit allen Seite 367 erwähnten Methoden ergab sich für jedes Objekt ein für dieses charakteristisches Resultat.

Zur kurvenmäßigen Darstellung wurden für alle vier Stränge die gemessenen Fasern zu Klassen zusammengefaßt, die um $0,5\mu$ voneinander abstehen, und diese wurden in gleichen Abständen auf der Abszisse abgetragen. Auf den Ordinaten vermerkten wir die prozentualen Frequenzen der Faserdicken. Von einer geometrischen Gliederung der Abszisse haben wir abgesehen, da diese die Aufstellung von nur drei Klassen gestattet hätte anstelle von sieben oder acht bei arithmetischer Gliederung. Die erste Klasse ($0,1$ bis $1,5\mu$) hätte nur eine geringe Frequenz aufgewiesen, in die zweite ($1,6$ bis $3,0\mu$) wären die meisten Fasern hineingefallen, und die dritte ($3,1$ bis $6,0\mu$) wäre wiederum klein geworden. Die nach rechts weit auslaufenden Kurven wären freilich nicht zustande gekommen.

Für den Grenzstrang des ersten Hundes weist die Kurve (Abb. 2) eine beträchtliche Breite und wenigstens auf den ersten Blick zwei



Gipfel auf, den höheren in der Klasse 2,1 bis 2,5 μ , den niedrigeren bei 3,1 bis 3,5 μ . Da aber die beiden Gipfel nur durch eine einzige der sehr nahe beisammen liegenden Klassen voneinander getrennt sind, wird diese Zweigipfligkeit kaum reale Bedeutung haben. In diesem Sinne spricht auch, daß die Kurve für den *Grenzstrang des zweiten Hundes* (Abb. 2) einen einzigen, aber etwas höheren Gipfel aufweist. Der Beginn der Kurve ist etwas nach rechts verschoben, trotzdem der Hund II um 20 % leichter war als der Hund I. Die stärkste Frequenz liegt bei beiden Objekten an derselben Stelle. Auffallend ist, wie steil die Kurven einerseits beginnen und wie weit sie sich andererseits nach rechts ausziehen. Einen ähnlichen Befund haben Swensson [1938] und Hjiang [1950] rechts von beiden Gipfeln ihrer nach derselben Methode gewonnenen Kurven von den Wurzeln menschlicher Nn. Th2 erhalten.

Die Abb. 2 vom *R. communicans albus* des ersten Hundes zeigt eine eingipflige Kurve mit dem Maximum (44 %) bei den 2,6 bis 3,0 μ dicken Fasern. Sie ist zum größten Teil ziemlich symmetrisch, weist aber nach rechts weit auslaufende Streuwerte auf, ähnlich wie Abb. 1 und 3.

Die Abb. 3 vom *N. splanchnicus* des ersten Hundes ist ebenfalls eingipflig; sie steigt steil auf, und ihr Gipfel liegt weit links von der Mitte. Rechts weist auch sie Streuwerte auf.

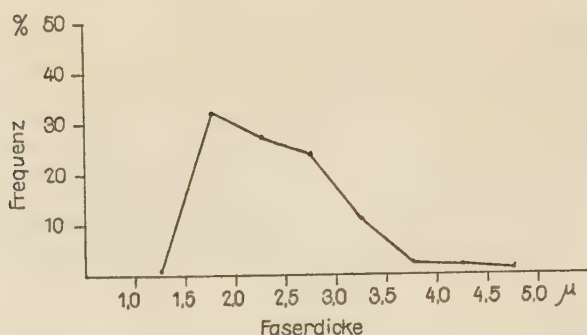


Abb. 3

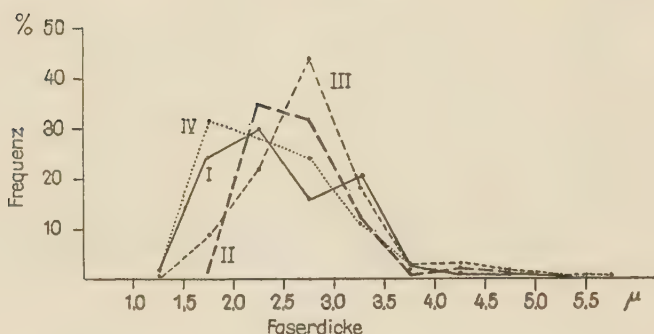


Abb. 4

In der Abb. 4 sind die drei eingipfligen Kurven der Abb. 1 bis 3 gleichzeitig dargestellt. Den niedrigsten und zugleich den am weitesten links gelegenen Gipfel weist der N. splanchnicus auf, die Mitte hält der Grenzstrang und gleichzeitig den höchsten Gipfel wie die ausgesprochenste Symmetrie und die stärkste Rechtslage des Gipfels besitzt der R. communicans albus.

Eine Deutung dieser Resultate zu versuchen, halten wir z. Z. für wenig aussichtsreich. Merkwürdig ist die Eingipfligkeit unserer Kurven in Strängen, die sicher nicht nur sympathische präganglionäre, sondern auch afferente Fasern enthalten.

3. Ranviersche Schnürringe und Segmentlängen.

Literatur.

Die rhythmischen Einschnürungen der markhaltigen Nervenfasern beschrieb in eingehender Weise schon ihr Entdecker *Ranvier* [1871]. Er bezeichnete sie als *étranglements annulaires* oder *anneaux constricteurs*, und die Strecken zwischen zwei Schnürringen nannte er *ségments interannulaires*. Ebenfalls schon *Ranvier* stellte durch den bekannten Versuch mit Silbernitrat fest, daß die Markscheide an den Schnürringen gänzlich unterbrochen ist, und daß daselbst das Neurilemm den Achsenfaden berührt. Zwischen je zwei Schnürringen fand wiederum *Ranvier* je eine *Schwannsche Zelle* (*noyau du ségment*).

Ranvier, später *Key* und *Retzius* [1876], ferner *Koelliker* [1893] teilten übereinstimmend mit, daß mit der Zunahme der Faserdicke im allgemeinen auch die Länge der interanulären Segmente wächst. Aus der von *Koelliker* zusammengestellten Tabelle geht aber hervor, daß keineswegs eine bestimmte Faserdicke auch allgemein einer bestimmten Segmentlänge zugeordnet ist und umgekehrt, sondern daß das Verhältnis zwischen diesen beiden Größen sowohl von einer Species zur andern wechselt, als auch innerhalb derselben Species. Gewisse Schwankungen in der Länge seiner Glieder kommen nach *Koelliker* an einem und demselben «Nerventamm» vor, wobei der Autor offenbar eine einzelne Faser im Auge hat. *Koelliker* stellte ferner fest, daß die Segmente gegen das Ende einer Faser ausnahmslos kürzer werden. Diese distale Segmentverkürzung ist mit der ebenfalls von *Koelliker* erwähnten Tatsache zu würdigen, daß in peripheren Nerven alle Fasern vom Zentrum gegen die Peripherie an Dicke abnehmen, eine Tatsache, die schon Seite 370 erwähnt und in jüngster Zeit von *Tomasch* und *Schwarzacher* [1952] bestätigt wurde. Gleichzeitige Abnahme des Kalibers und der Segmentlänge während des Verlaufs nach der Peripherie scheint wenigstens für eine gewisse gegenseitige Abhängigkeit der beiden Merkmale innerhalb einer gegebenen Faser zu sprechen. Daß Feten um so kürzere Segmente haben, je unentwickelter sie sind (*Rouget*, *Leboucq*, *Vignal*, *Koelliker*) weist offenbar darauf hin, daß das Segment die wachsende Einheit der Nervenfaser ist.

Die neueste Zeit brachte nicht nur eingehende Untersuchungen über das gegenseitige Verhältnis von Faserdurchmesser und Segmentlänge, sondern sie brachte die beiden morphologischen Merkmale in Verbindung mit einem physiologischen, nämlich der Leitgeschwindigkeit. Diese Beziehung weist indessen noch nicht für alle Autoren den gleichen Aspekt auf.

Erlanger und *Gasser* [1937] stellten von 1924 an in gemeinsamen Arbeiten fest, daß bei markhaltigen Fasern (bei marklosen nicht) eine geradlinige Beziehung zwischen der Dicke und der Leitgeschwindigkeit besteht. Daraus leiteten sie die Faserdickenregel ab, laut welcher dicke Fasern schneller leiten als dünne. Darüber aber, in welcher Abhängigkeit von der Faserdicke die Leitgeschwindigkeit zunimmt, scheinen die Physiologen noch nicht einig zu sein. Andere Forscher wie z.B. *Heinbecker* [1930] registrierten die Aktionsströme bestimmter Nerven mit dem Kathodenstrahloszillographen und ordneten die Erhebungen in ihren Kurven marklosen bzw. dünner oder dicker markhaltigen Fasern zu.

Zottermann [1937] befaßte sich einerseits mit dem Problem Faserdicke-Segmentlänge, anderseits mit der Frage Faserdicke-Leitgeschwindigkeit. Er benützte den N. fibularis einerseits des Menschen (28 Fasern), des Hundes (23 Fasern) und des Kaninchens (29 Fasern), anderseits des Frosches. An jeder Faser bestimmte er neben der Dicke die Länge eines interanulären Segmentes. Trug er die Resultate von diesen nicht gerade zahlreichen Fasern der drei Säuger in ein Koordinatensystem ein (Abszisse = Segmentlängen, Ordinate = Faserdicken), so bekam er als gegenseitige Beziehung der beiden Größen eine gerade Linie. Genau gleich verfuhr er mit den Froschfasern. Dabei resultierte eine stärkere Streuung als bei den Säugern, aber immer noch ein annähernd lineares Verhältnis. Auffallend und wohl nicht gleichgültig ist am Materiale *Zottermanns*, daß die Segmentlängen bei gleichen Faserdicken sehr verschieden sein können. Drei 5 μ dicke Fasern des Menschen wiesen Segmentlängen von 120 bis 260 μ auf, drei 10,6 bis 10,8 μ dicken Fasern sind Segmentlängen zwischen 560 und 700 μ zugeordnet usw. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Tieren.

Die wichtige Feststellung *Zottermanns*, die wir an unserem eigenen Materiale wiederfinden werden, bestätigt in neuester Zeit *Lehmann* [1951]. Er beobachtete an den Nn. medianus, alveolaris mandibularis und fibularis erwachsener Hunde, daß die Segmentlängen gleich dicker Fasern in den verschiedenen Nerven erheblich voneinander abweichen. Immerhin stellte er fest, daß die Zahl der *Schmidt-Lantermanschen* Einkerbungen mit der Faserdicke in linearem Verhältnis zunimmt, während sie von den Mittelwerten der Segmentlängen unabhängig ist. Denn diese sind in den Nn. medianus und alveolaris mandibularis verschieden, die Mittelwerte der Einkerbungen aber weichen daselbst nicht signifikant voneinander ab.

Hursh [1939] befaßte sich ebenfalls mit dem Verhältnis der Segmentlänge zur Faserdicke. Er untersuchte 115 Fibularisfasern einer erwachsenen und 100 einer 16tägigen Katze, die er in 50%igem Glycerin zerzupfte, dann osmierte und weiter nach *Takahasaki* [1908] verarbeitete. Auf der Abszisse trug er die Segmentlängen auf (er hatte an jeder Faser eine gemessen) und auf der Ordinate die Faserdicken. Das Resultat war wie bei *Zottermann* [1937] eine gerade Linie. Trug er andererseits auf der Abszisse die Faserdicke in Abständen von $2\ \mu$ auf und auf der Ordinate die Leitgeschwindigkeit in m/sec, so ergab sich wiederum ein lineares Verhältnis. Also können Dicke und Segmentlänge füreinander genommen werden.

Die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Faserdicke und Segmentlänge veranlaßten *Kornmüller* [1946] und seine Schule, den Untersuchungen über Leitgeschwindigkeit nicht die Faserdicke, sondern die Länge der interanulären Segmente zugrunde zu legen, bzw. bei «marklosen» Fasern, die als nur markarm betrachtet werden, die Distanzen der *Schwannschen* Kerne. *Kornmüller* bezeichnet das interanuläre Segment *Ranviers* mit seiner Neuritstrecke, seiner Myelinscheide und seiner *Schwannschen* Zelle als *Schwannsche* Einheit. Bei Fasern, die keine Schnürringe aufweisen, unserer Ansicht nach also marklos sind, ist nach *Kornmüller* diese Einheit durch die Ausdehnung der *Schwannschen* Zelle gekennzeichnet; diese setzt er also zur Leitgeschwindigkeit in Beziehung. Bei «marklosen» Fasern sind die *Schwannschen* Einheiten kürzer als bei markhaltigen (segmentierten); dem entspricht eine geringere Leitgeschwindigkeit der «marklosen». Die Faserdicke allein ist nicht maßgebend, da nach *Erlanger* und *Gasser* [1937] und nach *Kornmüller* markhaltige und marklose Fasern gleichen Durchmessers verschieden rasch leiten. Bei gleicher Länge der *Schwannschen* Einheiten ist die Leitgeschwindigkeit gleich. Der Geltungsbereich dieses Satzes ist freilich eine Frage für sich. Denn nach *Zottermann* [1937] ist die Segmentlänge an Fasern bestimmter Dicke beim Frosch doppelt so groß als beim Säuger.

In diesem Zusammenhang ist die grundsätzliche Frage zu erörtern, ob die marklosen Fasern auch wirklich wenigstens in einem gewissen Sinne eine Segmentierung aufweisen. Die alte Angabe *Ranviers* [1871] erwähnten wir schon, daß bei markhaltigen Fasern jedem Segment eine einzige *Schwannsche* Zelle entspricht. Neuere Autoren wie *Stöhr jun.* [1951] äußern sich wenigstens im allgemeinen für Säuger und für den Menschen in demselben Sinne. Ähnlich lauten die Angaben bei *Bargmann* [1948] und bei *Bucher* [1948]. *Bucher* weist außerdem darauf hin, daß das die Marklosen begleitende Neurilemm «reicher an Zellkernen» ist. Andererseits sei nicht verschwiegen, daß *Stöhr jun.* [1928] im N. oculomotorius einer Katze einmal einer Mehrzahl *Schwannscher* Zellen hintereinander begegnete, ohne daß zwischen ihnen ein Schnürring sichtbar war, und daß nach *Boveri Stöhr sen.* bei Fischen bis zu 7 Kerne zwischen zwei Einschnürungen beobachtete. In jüngster

Zeit beschrieb *Bejdl* [1952] die *Schwannschen* Kerne als in Gruppen, meist zu dreien um die Marklosen angeordnet.

v. Hedenström [1949] fand im Halssympathicus des Kaninchens gelegentlich gegenüber der normalen verdoppelte Kernabstände an von ihr als marklos betrachteten Fasern. Sie erklärt diesen Befund entweder als durch die Präparation bedingten Fortfall eines Kern oder als Verdoppelung des Zellvolumens bei ausgebliebener Kernteilung.

Zwei Schüler *Kornmüllers*, *Telschow* [1947] und *Schuchardt* [1947/48] untersuchten wie *Zottermann* [1937] die markhaltigen Fasern im N. ischiadicus von *Rana esculenta*. Da die Dissertation *Telschows* nicht zugänglich ist, sei nur *Schuchardt* referiert. In seiner ersten Arbeit über den Gegenstand benützte er das Material *Boycotts* [1904], nämlich den N. ischiadicus von *Rana fusca*, und bestätigte die schon *Koelliker* [1893] bekannte Tatsache, daß die Länge der interanulären Segmente mit dem Wachstum des Körpers zunimmt. Der Autor präzisiert diese Angabe durch die Feststellung, daß die Zahl der Segmente in gegebenen Fasern kleiner und großer Individuen dieselbe ist.

Aus den Tabellen 3, 3a und 4 von *Schuchardt* [1947/48] geht hervor, daß die Segmentlängen, die den einzelnen Faserdicken entsprechen, nach dem Gesetze des Zufalls variieren. Ferner nehmen sie mit der Faserdicke etwas zu, aber in sehr bescheidenem Maße. Für die steile Anfangsstrecke seiner Kurven, die auf Grund einer Formel errechnet sind, ist uns in den Messungen *Schuchardts* der Grund nicht ersichtlich.

Viel charakteristischer scheint uns, daß die Segmentlängen selbst dann stark streuen, wenn man sie in ganz eng begrenzten Dickenklassen betrachtet. Von Klasse zu Klasse überschneiden sie sich so weit, daß das Minimum einer Klasse oft weit unter dem Mittel der vorhergehenden liegt.

In einer andern Arbeit stellte *Schuchardt* [1948/49] an 337 Fasern, deren Durchmesser zwischen 5,3 und 16,0 μ schwankten, die Dicken und die Segmentlängen fest. Dünnere Fasern fanden sich nur in geringer Zahl; sie sind schwer zu isolieren. Der Autor wies dieses Material in vier Dickenklassen ein (5,3 bis 8,0 μ ; 8,0 bis 10,7 μ ; 10,7 bis 13,3 μ ; 13,3 bis 16,0 μ). Für jede dieser Klassen berechnete er aus den entsprechenden Einzelmessungen (er maß an jeder Faser ein Segment) die mittleren Segmentlängen. Über die Variationsbreite dieser Größe innerhalb der einzelnen Klassen macht er keine Angaben. Die mittlere Segmentlänge betrug in der ersten Klasse 670 μ , in der zweiten 1000 μ , in der dritten 1250 μ und in der vierten 1560 μ .

Trug der Autor die Klassen der Durchmesser auf der Abszisse und die zugehörigen mittleren Segmentlängen auf der Ordinate auf, so ergab sich eine am Anfang steil und in der Folge immer weniger stark ansteigende Kurve.

Mit derselben Aufgabe wie *Schuchardt* befaßte sich *v. Hedenström* [1949], aber am Halssympathicus der Katze. Die Autorin zerzupfte das in Formalin fixierte und während 20 Minuten in einer 0,25 %igen Eisenhämatoxylinlösung gefärbte Material in destilliertem Wasser und schloß es in Caedax ein. Die Mehrzahl der Fasern erwies sich als markhaltig und mit Schnürringen versehen, einige aber ließen diese Eigenschaft vermissen, und diese betrachtet die Autorin als in unserem Sinne marklos. *v. Hedenström* maß 300 interanuläre Segmente sicher markhaltiger Fasern, macht aber keine Angaben über die dazu benützte Faserzahl. Die Durchmesser schwankten zwischen 1,6 und 3,4 μ ; der häufigste Durchmesser lag zwischen 1,6 und 2,4 μ . Für jede Dickenklasse wurde die mittlere Segmentlänge bestimmt.

Trug *v. Hedenström* die Faserdicken in Abständen von 1μ auf der Abszisse und die zugehörigen mittleren Segmentlängen auf der Ordinate ab, so ergab sich als Ausdruck der gegenseitigen Beziehungen eine Gerade, also Übereinstimmung mit *Zottermann* [1937] und *Hursh* [1939]. Mit der Verdoppelung der Faserdicke verdoppelte sich wenigstens annähernd auch die Segmentlänge. Den Proportionalitätsfaktor Faserdicke zu Segmentlänge haben wir aus der Kurve *v. Hedenströms* mit Hilfe des Maßstabes zu 1,05 berechnet; er gilt gleichermaßen für alle sechs Klassen.

Eine weitere Untersuchung führte *v. Hedenström* in derselben Arbeit an 300 unsegmentierten Einzelfasern aus dem Halssympathicus eines Angorakaninchens durch. Solche Fasern bildeten die Mehrheit in jenem Objekt. Innerhalb eines Dickenbereiches zwischen 1,4 und $4,8\mu$ lag die größte Häufigkeit zwischen 1,8 und $2,6\mu$. Als Segmentlängen wurden, weil Schnürringe fehlten, die Abstände der *Schwannschen* Kerne bestimmt.

Ob alle durch *v. Hedenström* gemessenen Fasern in unserem Sinne marklos waren, scheint uns nicht ganz sicher festzustehen, denn die Autorin teilt mit, es könne an ihrem Material über Markgehalt und Markverteilung in segmentierten und unsegmentierten Fasern infolge technischer Schwierigkeiten nichts ausgesagt werden. Insbesondere bestehe keine Sicherheit darüber, ob eine unsegmentierte Faser von 4μ Dicke einen geringeren Markgehalt besitze als eine segmentierte von 2μ .

Bei zunehmender Faserdicke verlängern sich im Halssympathicus des Kaninchens die Kernabstände zunehmend weniger als proportional. Als Kurve stellt sich das Verhältnis Faserdicke-Segmentlänge parabelähnlich dar, und es ergibt sich Übereinstimmung mit *Schuchardt*.

Eigene Beobachtungen.

Vorausgeschickt sei, daß uns während unserer ganzen Untersuchung keine markhaltige Faser begegnete, die nicht durch typische *Ranviersche* Schnürringe segmentiert war.

An den 300 markhaltigen Fasern aus dem Grenzstrange des zweiten Hundes maßen wir jeweilen nicht nur ein einziges, sondern womöglich mehrere Segmente hintereinander, insgesamt 573. Denn wir konnten in der Literatur keine Angaben über die Längenvariabilität aufeinander folgender Segmente finden. Über das verarbeitete Material gibt die Tabelle 1 Auskunft.

Tabelle 1. Grenzstrang Hund II. Übersicht über das verarbeitete Material.

Faserdicke in μ	Zahl der Fasern	Zahl der pro Faser gemessenen Segmente					
		1	2	3	4	5	total
1,5–2,0	11	3	5	3	–	–	22
2,1–2,5	120	40	46	32	1	1	237
2,6–3,0	115	37	60	17	1	–	212
3,1–3,5	38	12	14	12	–	–	76
3,6–4,0	9	3	5	1	–	–	16
4,1–4,5	7	4	3	–	–	–	10
total	300	99	266	195	8	5	573

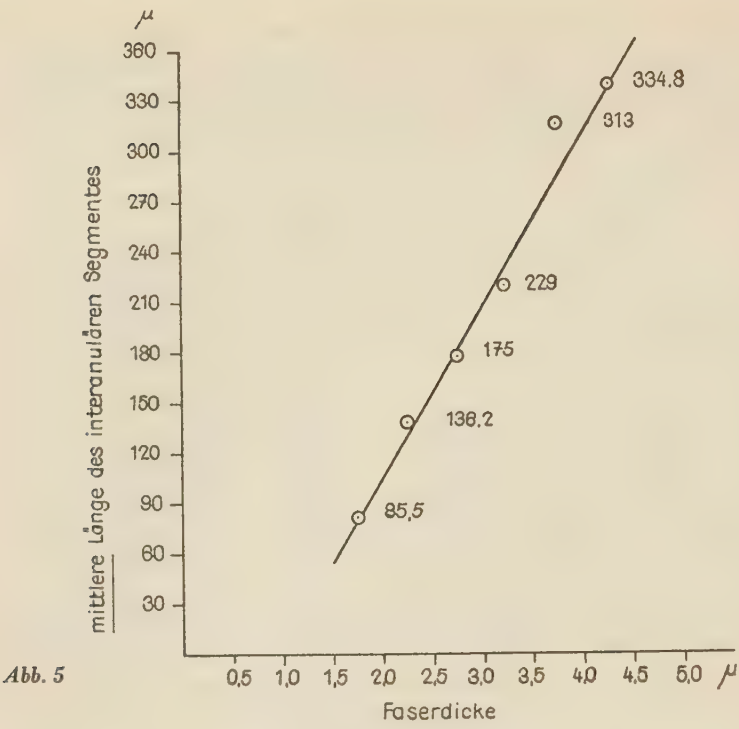
Stellen wir für die einzelnen Dickenklassen der Tabelle 1 nicht nur die mittleren, sondern auch die minimalen und die maximalen Segmentlängen zusammen, so ergeben sich die Kolonnen 4,5 und 6 der Tabelle 2. Wir befassen uns zunächst mit den mittleren Segmentlängen (Kolonne 4).

Tabelle 2. Grenzstrang Hund II. Segmentlängen.

			Segmentlängen in μ			Abweichungen der Segmentlängen vom Mittel in μ		
Dicke in μ	Faserzahl	gemessene Segmente	Mittel	Min.	Max.	minus	plus	total
1,5–2,0	11	22	88,2	78	99	—10,2	+10,8	21
2,1–2,5	120	237	138,7	90	195	—48,7	+56,3	105
2,6–3,0	115	212	189,5	117	213	—7,5	+23,5	96
3,1–3,5	38	76	226,4	171	270	—55,4	+43,6	99
3,6–4,0	9	16	306,4	297	321	— 9,4	+14,6	24
4,1–4,5	7	10	333,2	318	339	—15,2	+ 5,8	21

Tragen wir die Faserdicken klassenweise auf der Abszisse eines rechtwinkligen Koordinatensystems und die arithmetischen Mittel der zugehörigen Segmentlängen auf der Ordinate auf, so ergibt sich die Abb. 5. Die unter sich verbundenen Ordinaten liegen auf einer Geraden, aus der nur die fünfte Klasse etwas nach oben heraustritt. Zwischen Faserdicke und mittlerer Segmentlänge besteht also an unserem Material eine lineare Beziehung. Damit ist der Befund *v. Hedenströms* [1949] am Halssympathicus der Katze an markhaltigen Fasern im Grenzstrange des Hundes bestätigt. Für eine gekrümmte Kurve, wie sie *Schuchardt* [1949] zeichnet, haben wir keinen Anhaltspunkt. Während die Faserdicke auf das dreifache zunimmt, wächst die mittlere Segmentlänge auf das 3,8fache, die minimale auf das 4,1fache und die maximale auf das 3,4fache.

Drücken wir die mittleren Faserdicken in Prozenten der mittleren, der minimalen und der maximalen Segmentlängen aus, so erhalten wir die Tabelle 3, und es ergeben sich Dicken- und Längenindices, die zwischen 1,2 und 2,5 schwanken. Für die mittleren Segmentlängen werden die Indices mit zunehmender Faserdicke kleiner. Unser Ergebnis weicht von demjenigen etwas ab, das sich aus den Zahlen *Schuchardts* errechnen läßt. Für *Schuchardts* Zahlen beträgt nämlich der Index in der ersten Klasse (mittlere Dicke 6,65 μ) 0,99, in den drei anderen (mittlere Dicken 9,3 μ , 12,0 μ , 14,6 μ) 0,94. Für die Fasern des Froschischadicus, die viel dicker sind als die Grenzstrangfasern des Hundes, ist also der Index so gut wie konstant und beträgt nahezu eins.



Aus der siebenten und achten Kolonne der Tabelle 2 geht hervor, wie weit die Minima unter und die Maxima über dem arithmetischen Mittel der Segmentlängen stehen, und die letzte Kolonne enthält den Betrag der totalen Variationsbreite jeder Klasse. Diese ist so auffallend groß, daß wir glauben, sie näher ins Auge fassen zu sollen. Sie nimmt mit der Zahl der untersuchten Fasern zu und erreicht demgemäß in der zweiten und dritten Klasse die höchsten Werte. Das weist darauf hin, daß in den Klassen mit kleiner Faserzahl nicht die ganze Variationsbreite der Segmentlängen erfaßt sein

Tabelle 3. Grenzstrang Hund II.

Klassenmitten in μ	Mittlere Faserdicken in Prozenten der Segmentlängen		
	Mittel	Maximum	Minimum
1,8	2,0	2,3	1,8
2,3	1,7	2,5	1,2
2,8	1,5	2,4	1,3
3,3	1,4	1,9	1,2
3,8	1,2	1,3	1,2
4,3	1,3	1,3	1,3

dürfte. Mit einer einzigen Ausnahme (von der vierten zur fünften Klasse) sind die maximalen Segmentlängen größer als die minimalen der nächstfolgenden Klasse. Die Ausnahme ist wohl nicht signifikant, da die fünfte Klasse nur 9 Fasern enthält. Das Minimum der dritten Klasse ist sogar kleiner als das Mittel der zweiten.

Tabelle 4. Grenzstrang Hund II. Unterschiede zwischen den kürzesten und den längsten Segmenten einzelner Fasern.

Faserdicke in μ	Faserzahl	Differenz zwischen kürzestem und längstem Segmenten in μ			
		0-5	6-10	11-20	21-40
1,5-2,0	3	2	1	—	—
2,1-2,5	34	28	4	1	1
2,6-3,0	18	11	4	2	1
3,1-3,5	12	9	3	—	—
3,6-4,0	1	1	—	—	—
Total	68	51	12	3	2

Auf Grund dieser Feststellungen interessierten uns als Erstes die Segmentlängen der einzelnen Fasern. Daher haben wir die freilich nur in den ersten fünf Klassen vorkommenden 68 Fasern, an denen 3, 4 oder 5 Segmente gemessen werden konnten (total 208 Segmente) an Hand der Tabelle 4 ins Auge gefaßt. Aus dieser Tabelle geht hervor, daß die meisten an einer und derselben Faser gemessenen Segmente nur um 0 bis 5 μ voneinander verschiedene Längen aufweisen, wenige um 6 bis 10 und um 11 bis 20 μ , nur vereinzelte aber um 21 bis 40 μ . Demgegenüber differieren die Segmentlängen innerhalb der ganzen Klassen, namentlich in den drei größeren und daher maßgebenden, laut Tabelle 2 um rund 100 μ .

Wir geben einige Beispiele aus dem Materiale der Tabelle 4. Von 5 aufeinander folgenden Segmenten einer Faser aus der zweiten Klasse war das erste 135 μ lang, das zweite bis vierte je 138 und das letzte 141 μ . Die Streuung um das arithmetische Mittel (138 μ) beträgt $\pm 3 \mu = 2,2 \%$, ist also ganz geringfügig. An einer andern Faser derselben Klasse maßen wir 4 Segmente zu 174, 174, 144 und 147 μ . In diesem Falle beträgt die Streuung -9,8 und +8,9 % bei einem arithmetischen Mittel von 160 μ . An einer Faser aus der dritten Klasse maßen wir Segmentlängen von 177, 174, 162 und 144 μ ; die Streuung um das arithmetische Mittel von 164 beträgt -12,3 und +7,7 %. Unter den beiden Fasern, deren Segmente um 21 bis 40 μ

voneinander verschieden sind, gehört die erste in die zweite Klasse, die zweite in die dritte.

Vergleichen wir die Streuung der Segmentlängen an einzelnen Fasern mit derjenigen innerhalb der Dickenklassen von 0,5 zu $0,5\mu$, so ist der Unterschied ungemein augenfällig.

Angesichts der großen Variabilität der Segmentlängen innerhalb der Klassen (Tabelle 2) bei weitgehender Konstanz derselben an den einzelnen Fasern fällt es uns schwer, in einem gegebenen Materiale ein konstantes Verhältnis zwischen Faserdicke und Segmentlänge anzunehmen. Denn sollte wirklich eine solche Beziehung im strikten Sinne bestehen, so wäre zu erwarten, daß sich die Segmentlängen von Klasse zu Klasse ohne Lücken, aber auch ohne wesentliche Überschneidungen aneinanderreihen, namentlich dann, wenn die Abstände zwischen den Klassen so eng gewählt werden, wie es hier geschehen ist. Es scheint uns daher, der Gedanke an eine von der Dicke in einem gewissen Umfange unabhängige, also faserindividuelle Segmentlänge sei nicht von der Hand zu weisen.

Unsere Messungen von Segmentlängen legen einen ähnlichen Schluß nahe, wie ihn *Hjiang* [1950] auf Grund seiner Querschnittsmessungen an den Wurzelfasern eines menschlichen Spinalnerven gezogen hat. *Hjiang* stellte an seinen Kurven fest, daß ihre Gipfel der Normalverteilung sehr nahe kommen und folgerte daraus, daß der Faserquerschnitt (also auch die Faserdicke) innerhalb einer Faserkategorie ein dem Zufall unterworfenen Merkmal ist. Dasselbe für die Segmentlänge auf Grund von Messungen am Grenzstrange anzunehmen, hielten wir für gewagt, ginge nicht genau die gleiche Erkenntnis aus den Tabellen *Schuchardts* [1947/48] hervor. Denn obgleich wir für die markhaltigen Fasern des Grenzstranges eingipflige Kurven erhielten, stammen diese doch aus beiden Spinalnervenzwurzeln. Es wird angezeigt sein, in Zukunft auf die Segmentlängen in diesen und in Hirnnerven zu achten.

4. Das Verhalten der Schwannschen Kerne.

Die Gleichsetzung der Kernabstände mit der Länge der interanulären Segmente ist dann zulässig, wenn erstens pro Segment ausnahmslos nur ein einziger *Schwannscher* Kern nachweisbar ist, und zweitens die Distanzen dieser Kerne gleich groß sind wie die an demselben Objekte gemessenen Segmentlängen. Eine Frage mehr untergeordneter Bedeutung ist die, ob die Kerne genau in der Mitte der Segmente liegen. Trifft das zu, so ist es möglich, die Länge eines

Segmentes zu bestimmen, an welchem nur der Kern und ein Schnürring vorhanden sind.

Mit Sudanschwarz B gefärbte Präparate isolierter markhaltiger Nervenfasern gestatten beide Messungen an derselben Faser, denn die *Schwannschen* Kerne heben sich durch ihre blasse Blaufärbung deutlich von dem dunkleren Myelin ab.

Wir stellen am Grenzstrang des zweiten Hundes an allen von uns daselbst untersuchten Fasern fest, daß tatsächlich jedem Segment immer nur ein einziger Kern zugeordnet ist. Unsere Messungen erfolgten so, daß an 100 Segmenten verschieden dicker Fasern die Teilstrecken von der Kernmitte zu den beiden nächsten Schnürringen gemessen wurden. Die Resultate sind in der Tabelle 5 zusammengestellt.

Tabelle 5. Grenzstrang Hund II. Längenunterschiede der beidseits vom *Schwannschen* Kern gelegenen Teilstrecken der interanulären Segmente.

Faserdicke in μ	Zahl der Messungen	Differenzen in μ					
		0	1	2	3	4	5
1,5–2,0	10	4	0	2	3	1	0
2,1–2,5	30	12	9	5	2	1	1
2,6–3,0	30	11	10	5	1	3	0
3,1–3,5	10	4	3	1	2	0	0
3,6–4,0	10	2	1	0	6	1	0
4,0–4,5	10	4	1	2	2	1	0

In der Tabelle 5 sind unter «Differenzen in μ » die Längenunterschiede der soeben erwähnten beiden Teilstrecken zu verstehen. Die Tabelle zeigt, daß diese Differenzen in unserem Material bei nur 8 von den untersuchten 100 Fasern größer als 3μ sind und daß sie nie mehr als 5μ betragen. Das ist angesichts einer minimalen Segmentlänge von 78μ und einer maximalen von 339μ sehr wenig. Andererseits macht in fast zwei Dritteln aller Beobachtungen der gesuchte Unterschied 0 bis 1μ aus. Größere Präzision ist an biologischem Material gewiß nicht zu erwarten. Die zentrale Lage des Kerns ist also so streng gewahrt, daß wir sicher berechtigt sind, an markhaltigen Fasern die Kerndistanzen den Segmentlängen gleichzusetzen. Die Mittellage des Kernes weist viel geringere Schwankungen auf als die Segmentlängen einer und derselben Faser.

An marklosen Fasern haben wir keine entsprechenden Messungen vorgenommen, weil es uns nicht gelang, solche in genügender Anzahl zu isolieren.

Zusammenfassung.

Material: Grenzstränge, Rr. communicantes, Nn. splanchnici (Nn. intercostales) dreier Hunde.

Methoden: Formol und Formol-Müller. Isolationspräparate. Sudanschwarz B, polarisiertes Licht, Silberimprägnation.

Ergebnisse: 1. In allen untersuchten Strängen wurden nach unserer Definition (Seite 369) marklose Fasern nachgewiesen. – 2. Faserdicken und mittlere Längen der interanulären Segmente stehen zueinander in einem linearen Verhältnis (Proportionalitätsfaktoren siehe Tabelle 3). – 3. Die Längen der Segmente individueller Fasern weichen wenig voneinander ab, aber die den einzelnen Dickenklassen zugeordneten Segmentlängen des Kollektivs überschneiden sich stark. Folglich ist eine von der Faserdicke in einem gewissen Umfange unabhängige faserindividuelle Segmentlänge anzunehmen. – 4. Jedem Segment entspricht ein Schwannscher Kern. In zwei Dritteln aller Fälle ist er um 0 bis $1\ \mu$ gegenüber der Mitte verschoben, im Maximum $5\ \mu$. Also können in markhaltigen Fasern die Distanzen der Schwannschen Kerne den Segmentlängen gleichgesetzt werden.

Résumé.

Matériel: Tronc sympathique, Rr. communicantes, N. splanchnici de 3 chiens.

Méthodes: Formol, Liquide d'Orth. Préparations par dilacération. Noir soudan B, lumière polarisée, imprégnations à l'argent.

Résultats: 1. Dans tous les troncs examinés l'auteur a mis en évidence des fibres amyéliniques (selon la définition de l'auteur p. 369). – 2. L'épaisseur des fibres et la longueur moyenne des segments interannulaires comportent une relation linéaire (facteurs proportionnels cf. tableau 3). – 3. La longueur des segments de chaque fibre varie peu d'une fibre à l'autre, alors que la longueur des segments d'un groupe de fibres correspondant aux diverses classes d'épaisseur ne concorde pas. Il en résulte que l'on doit admettre une longueur segmentaire individuelle, indépendante jusqu'à un certain point de l'épaisseur de la fibre. – 4. A chaque segment correspond un noyau de Schwann. Dans les $\frac{2}{3}$ des cas il est déplacé de 0– $1\ \mu$, au maximum de $5\ \mu$, par rapport au milieu du segment. Dans les fibres à myéline, la distance séparant les noyaux de Schwann peut être considérée comme correspondant à la longueur des segments.

Summary.

Material: Sympathetic chains. Rami communicantes. Nn. splanchnici (intercostal nerves) of 3 dogs.

Methods: formalin and formalin-Müller, dissections, Sudan-black B, polarised light, silver impregnation.

Results: 1. Non-myelinated fibres (our definition p. 369) have been found in all sympathetic chains. 2. There is a linear relation (proportionality factors, table 3) between the thickness and the average length of the interanular segments. 3. The degree of variation in segment length in the individual fibres is small, but when the fibres are classified according to thickness the segment lengths are found to overlap considerably in the different classes. 4. A Schwann nucleus corresponds to each segment. In two thirds of all cases the nucleus lies 0– $1\ \mu$, maximum $5\ \mu$, distant from the centre. The distance between 2 Schwann nuclei may therefore be said to be equal to the length of the segment in myelinated fibres.

LITERATUR

- Adams, Th. W., R. W. Thomas and H. A. Davenport: Stain Techn. 23, 123, 1948. – Alsterberg, G.: Mikroskopie 3, 143, 1948. – Arpino, G.: zit. nach Hillarp und Olivecrona 1946/47. – Bargmann, W.: Histol. u. mikr. Anat. d. Menschen, Bd. I, Stuttgart 1948. – Bejdl, W.: Mikroskopie 5, 284, 1950; Acta anat. 15, 281, 1952. – Botár, J.: Acta anat. 9, 234, 1950. – Boveri, Th.: zit. nach Stöhr jr. 1928. – Boycott, A. E.: zit. nach Schuchardt 1947/48. – Bucher, O.: Histol. u. mikr. Anat. des Menschen, Bern 1948. – Colucci, G.: Riv. Neurol. 3, 3, 1930. – Diamare, V. e M. de Meneto: Atti R. Accad. Sci. fis. nat. 18, 213, 1938. – Duncan, D.: J. comp. Neurol. 60, 437, 1934. – Erlanger, J. and H. S. Gasser: Electrical Signs of Nervous Activity, Univ. Pennsylvania Press, Philadelphia 1937. – Fernandez-Morén, H.: Exp. Cell Res. 3, 120, 1952. – Feyrter, F.: Z. mikr.-anat. Forsch. 51, 610, 1942. – Filogamo, G.: Boll. Soc. ital. Biol. sper. 27, 1716, 1951; Mem. Accad. Lincei. 8, 207, 1952. – Goethlin, G. F.: Svenska akad. Handl. 51, 92, 1913. – Häggqvist, G.: Z. mikr.-anat. Forsch. 51, 334, 1942. – Hedenström, J. v.: Z. Zellforsch. 34, 197, 1948/49. – Heinbecker, P.: Amer. J. Physiol. 93, 284, 1930. – Hjiang, S. H.: Acta anat. 11, 50, 1950-1951; 16, 71, 1952. – Hillarp, N. A. und H. Olivecrona: Acta anat. 2, 17, 1946/47. – Hursh, J. B.: Amer. J. Physiol. 127, 131, 1939. – Key, A. und G. Retzius: Studien in d. Anat. d. Nervengewebes und Bindegewebes, 2. Hälfte, 1. Abt., Stockholm 1893. – Kölliker, A.: Handb. d. Gewebslehre, Bd. 1, Leipzig 1893. – Kornmüller, A. E.: Naturwissenschaften 33, 372, 1947. – Leboucq, H.: zit. nach Kölliker 1893. – Lehmann, H. J.: Z. Zellforsch. 35, 213, 1951. – Murali, A. v.: Die Signalübermittlung im Nerven, Bern 1946. – Ranson, S. W.: zit. nach Stöhr jr. 1928. – Ranvier, L.: Leçons sur l'Histologie du Système Nerveux, Paris 1871. – Raxed, B.: Acta psychiat., Kbh. 33, 1, 1944. – Raxed, B. und A. Swensson: Z. mikr.-anat. Forsch. 49, 359, 1941. – Romeis, B.: Mikroskopische Technik, 15. Aufl., München 1948. – Rosenstein, A.: in Bumke-Foersters Handb. d. Neurol., Bd. 1, Seite 192, Berlin 1935. – Rouget, Ch.: zit. nach Kölliker 1893. – Schmidt, W. J.: Festgabe für Ernst Leitz, Frankfurt 1941; Protoplasma 37, 81, 1942. – Schmitt, Fr. O., R. Bear and K. J. Palmer: J. cell. comp. Physiol. 18, 31, 1941. – Schuchardt, E.: Anat. Anz. 96, 241, 1948/49; Z. Zellforsch. 34, 97, 1948/49. – Stöhr, Ph., jr.: in v. Möllendorffs Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen, Bd. 4/1, Berlin 1928; Lehrb. d. Histol., Berlin/Göttingen/Heidelberg 1951. – Swensson, A.: Z. mikr.-anat. Forsch. 44, 187, 1938; Acta anat. 7, 154, 1949. – Szent Agothay-Schimert, J.: Z. Anat. EntwGesch. 111, 201, 1941. – Takahasaki, K.: zit. nach Hursh 1939. – Taylor, G. W.: zit. nach v. Murali 1946. – Tomasch, J. und H. G. Schwarzscher: Acta anat. 16, 315, 1952. – Vignal, W.: zit. nach Kölliker 1893. – Zottermann, Y.: Skand. Arch. Physiol. 77, 1, 1937.

Eingegangen 29. Dezember 1952.

